

Variabilité de la durée du stade subimaginal et de la fécondité chez *Siphonurus aestivalis* (Eaton) (Ephemeroptera; Siphonuridae)

par

Michel SARTORI & Anne SARTORI-FAUSEL *

Avec 2 figures

ABSTRACT

Variability of subimaginal life and fecundity of the mayfly *Siphonurus aestivalis* (Eaton) (Ephemeroptera; Siphonuridae). — Duration of the subimaginal stage, as well as fecundity, have been investigated in the mayfly *S. aestivalis*. Length of the subimaginal stage is dependant of the local air temperature with a power law correlation. Influence of daylight is also noticed and discussed. Number of eggs in *S. aestivalis* females presents a great range of variation. Fecundity appears to be linearly correlated with body weight. Factors influencing fecundity are also discussed.

INTRODUCTION

Les Ephéméroptères sont des insectes à métamorphose incomplète dont la larve est aquatique. Ils ont une particularité unique parmi les insectes actuels, puisque la plupart d'entre eux ont une deuxième mue une fois ailé. L'individu ailé issu de la dernière mue larvaire aquatique est appelé subimago. Il devra donc subir une deuxième mue pour devenir l'imago apte à se reproduire (voir EDMUNDS & MCCAFFERTY 1988 pour une revue du problème). La durée de ce stade subimaginal est très variable suivant les espèces, pouvant aller de moins de cinq minutes chez *Palingenia longicauda* (Ol.) (P. LANDOLT & M. SARTORI, obs. pers.) à plus de quatre jours chez *Rhithrogena germanica* Etn par exemple (V. LUBINI, comm. pers.). La durée de ce stade peut être influencée dans une certaine mesure par des conditions environnementales telles que humidité relative et température (LYMAN 1944; THOMAS 1969; PETERS & PETERS 1986).

* Musée de Zoologie, Palais de Rumine, Case postale 448, CH-1000 Lausanne 17, Suisse.

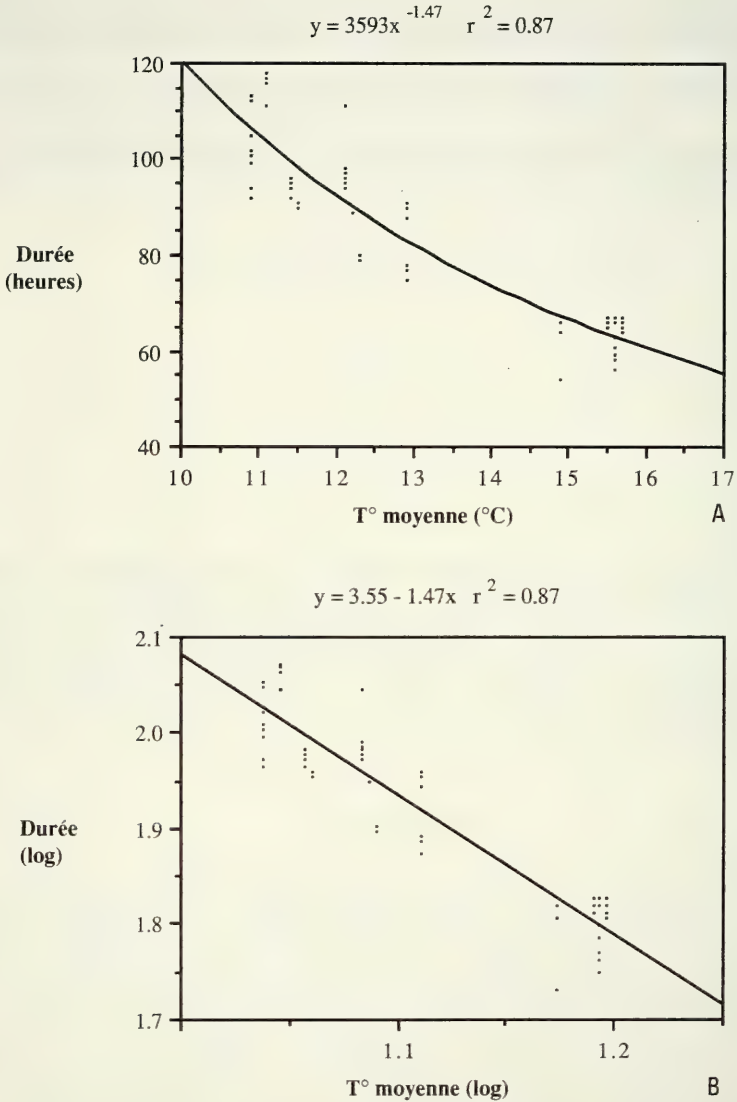


FIG. 1.

Relation entre la température moyenne de l'air et la durée du stade subimaginal chez *Siphonurus aestivalis*. A: valeurs normales; B: valeurs logarithmiques.

La fécondité des éphémères varie non seulement d'une espèce à l'autre, pouvant aller de moins de 100 œufs par femelle chez *Dolania americana* Edmunds & Traver (HARVEY *et al.* 1980) à plus de 10 000 œufs chez *Palingenia longicauda* (RUSSEV 1987), mais varie également entre générations chez les espèces multivoltines (HUMPESCH & ELLIOTT 1984). Dans une même espèce, le nombre d'œufs semble être directement corrélé à la taille de la femelle (SWEENEY 1978; HUMPESCH 1984).

En marge d'une étude sur les réserves énergétiques chez *S. aestivalis* (SARTORI *et al.* en préparation), un certain nombre de données sur la durée du stade subimaginal, ainsi que sur la fécondité de cette espèce ont été obtenues et sont présentées dans ce travail.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les individus de *S. aestivalis* ont été récoltés entre le 20 mai et le 14 juin 1989 dans la rivière le Veyron, ainsi que dans l'étang des Monneaux qui lui est contigu (forêt de Ballens, canton de Vaud). Les larves au dernier stade ont été transportées au laboratoire pour élevage. Dès l'émergence des subimagos, celles-ci ont été isolées individuellement et gardées à température et humidité relative variables (conditions naturelles). Les valeurs moyennes journalières de ces deux paramètres ont été prises en considération. La durée du stade subimaginal a pu être établie à ± 1 heure pour 29 mâles et 36 femelles. Quinze femelles (larves du dernier stade, subimagos et imagos), à poids sec et teneur en lipides connus, ont été disséquées et leurs œufs comptés un à un.

RÉSULTATS

Durée du stage subimaginal

La figure 1 représente la durée du stade subimaginal en fonction de la température moyenne journalière. Les valeurs obtenues s'échelonnent de 54 heures à 15.5°C jusqu'à 118 heures à 11°C. Il existe une corrélation entre la durée exprimée en heure (D) et la température exprimée en degré Celsius (T), qui peut être explicitée par la fonction logarithmique (fig. 1A) suivante:

$$D = aT^b$$

ou encore par la fonction linéaire (fig. 1B):

$$\log_e D = \log_e a + b \log_e T$$

avec a et b comme constante, et une valeur de b dans le cas présent proche de 1.5.

Aucune corrélation significative n'a pu être trouvée entre la durée du stade subimaginal et le taux d'humidité relative ($r^2 = 0.19$).

Enfin, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre σ et φ (t-test: 0.49, $p = 0.63$).

Fécondité

Le nombre d'œufs varie fortement d'une femelle à l'autre allant de 1159 à 4675 œufs par femelle (moyenne: 2505 ± 268). Aucune différence significative n'a pu être mise en évi-

dence entre les trois différents stades: larve du dernier stade, subimago et imago (ANOVA: $F_{2,12} = 0.35$, $p = 0.71$), ce qui signifie que toutes les valeurs ont été confondues lors de l'élaboration de la fonction de corrélation. La figure 2 représente la relation existante entre la fécondité et le poids de chaque femelle. La fécondité peut donc s'exprimer comme une fonction linéaire simple du poids de chaque individu ($r^2 = 0.86$). Par contre, la fécondité n'est que faiblement corrélée avec le poids absolu en lipides ($r^2 = 0.49$), et pratiquement pas avec la teneur relative en lipides, exprimée en % du poids sec ($r^2 = 0.11$).

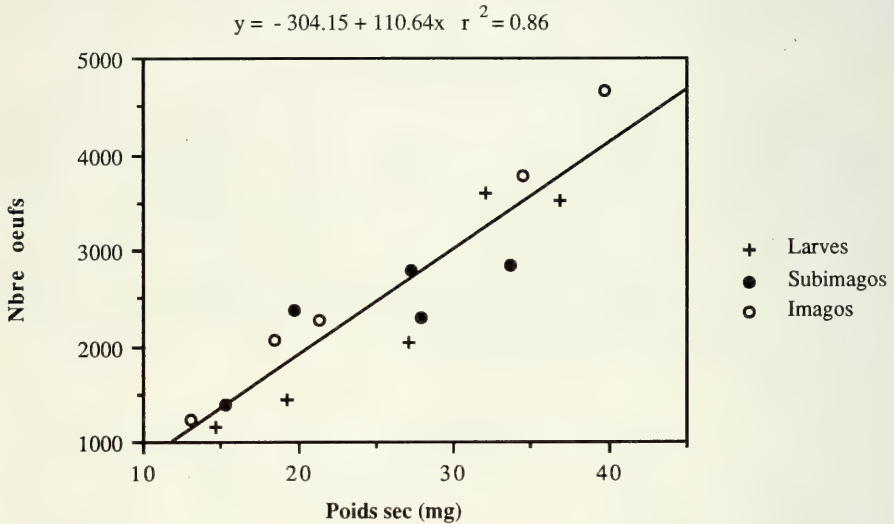


FIG. 2.

Relation entre la fécondité exprimée en nombre d'œufs et la taille exprimée en poids sec chez *Siphonurus aestivalis*.

DISCUSSION

L'importance de la température de l'air dans la durée du stade subimaginal chez les Ephéméroptères a été démontrée pour la première fois par LYMAN (1944) sur l'espèce nord-américaine *Stenonema femoratum* (Say), puis par THOMAS (1969) pour *Leptophlebia marginata* (L.) et HUMPESCH (1971) pour *Baetis alpinus* (Pict.). Ces auteurs cependant ne se déterminent pas sur le type de relation entre ces deux paramètres. HUMPESCH & ELLIOTT (1984) montrèrent sur la base des résultats de THOMAS (1969) que la durée du stade subimaginal chez *Leptophlebia marginata* était une fonction logarithmique de la température de l'air. Nos résultats confirment cette hypothèse. Nous pensons de plus qu'elle peut être appliquée de manière plus générale à toutes les espèces de la zone tempérée, à l'exception peut-être de celles ayant un stade particulièrement court, de l'ordre de quelques minutes. PETERS & PETERS (1986) ont étudié la durée du stade subimaginal

chez *Dolania americana*, et ont montré que celle-ci était une fonction simple, linéaire de la température de l'air. La durée du stade subimaginal chez *D. americana* étant comprise entre 5 et 20 minutes, il est possible que des espèces telles que celles-ci (comme *Palingenia longicauda* par exemple) réagissent différemment aux variations des conditions environnementales. Quant à l'influence de l'humidité relative dans notre expérience, elle semble faible. Les valeurs moyennes journalières mesurées variaient de 35% à 70%, avec une moyenne pendant la période considérée de 48% \pm 1%. Cependant, nous partageons l'avis de LYMAN (1944) sur le fait qu'un taux d'humidité relativement bas joue un rôle prépondérant en diminuant les chances de réussite de la mue imaginale. Enfin, l'intensité lumineuse semble pouvoir jouer un rôle important. Une expérience préliminaire portant sur un lot d'individus élevés à l'obscurité dès leur sortie de l'eau montre que la durée du stade subimaginal est sensiblement plus longue que dans des conditions normales, à température comparable (69.4 \pm 2.5 heures, N = 11 contre 63.7 \pm 3.7 heures, N = 17; $F_{1,26} = 19.71$, $p < 0.001$). Il conviendrait cependant de confirmer ces résultats dans le futur par des expériences complémentaires.

Les seules données disponibles sur la fécondité de *S. aestivalis* sont fournies par DEGRANGE (1960) qui a dénombré entre 930 et 2700 œufs par femelle. Nos résultats augmentent encore le spectre de variabilité chez cette espèce, où les femelles les plus grandes peuvent avoir une fécondité quatre fois supérieure aux plus petites. Le fait qu'il n'y ait aucune différence entre le nombre d'œufs des larves du dernier stade, des subimagos et des imagos était prévisible puisque chez les Ephéméroptères, l'oogenèse est déjà terminée au dernier stade larvaire (SOLDAN 1979). La relation linéaire entre le poids sec et la fécondité des femelles chez *S. aestivalis* est comparable à celle trouvée par SWEENEY (1978) chez *Isonychia bicolor* (Walker). ELLIOTT & HUMPESCH (1980) et HUMPESCH (1984) ont montré chez *Ecdyonurus venosus* (F.) et *Baetis rhodani* (Pict.) qu'il existait une relation logarithmique entre la longueur du corps de la femelle et la fécondité, de même que BENTON (1989) en utilisant quant à lui comme mesure morphométrique la largeur de la tête chez deux espèces d'*Ameletus*. Les différences de fécondité, donc de taille des femelles, ont souvent été mise en évidence entre deux générations d'une même espèce (ELLIOTT & HUMPESCH 1980; HUMPESCH 1984), les individus de la génération printanière étant plus féconds que ceux de la génération estivale, souvent plus petits. *S. aestivalis* est une espèce univoltine sous nos latitudes (SARTORI 1987), et sa période de vol dans une localité donnée est d'environ 4 semaines. Les facteurs influençant la taille des femelles à l'émergence sont donc à chercher ailleurs. SWEENEY & VANNOTE (1978) ont proposé que de telles différences étaient dues à la température de l'eau qui affecterait ainsi la taille des femelles et leur fécondité en modifiant le taux de croissance larvaire des individus. D'autre part, la quantité de nourriture disponible joue également un rôle non négligeable (CIANCIARA, 1980).

En ce qui concerne les chances de reproduction, on est en droit de se demander dans quelle mesure les femelles sont sujettes à une compétition entre elles, les plus grandes ayant plus de chances de s'accoupler et de se reproduire. Les observations sur le terrain laissent supposer que tel n'est pas le cas. Les mâles de *S. aestivalis* constituent de grands essaims en vol nuptial, vers lesquels les femelles volent pour s'accoupler. La proportion de mâles pour une femelle à un instant donné est donc plusieurs dizaines de fois supérieure, et les chances de fécondation pour une femelle, quelque soit sa taille, sont donc optimales. Le résultat final est néanmoins que les femelles les plus grandes auront un taux de reproduction plus élevé, puisque leur fécondité est plus élevée.

Dans la localité étudiée, *S. aestivalis* se développe aussi bien dans l'étang que dans la rivière. Il serait donc intéressant de pouvoir connaître l'influence du type de milieu

colonisé sur la variabilité des paramètres mesurés dans cette étude, et notamment sur la croissance de cette espèce.

REMERCIEMENTS

Nos sincères remerciements s'adressent au D^r D. Cherix (Lausanne) pour ses remarques et critiques lors de la rédaction de cet article.

RÉSUMÉ

La durée du stade subimaginal, ainsi que la fécondité chez l'Ephéméroptère *Siphonurus aestivalis* ont été étudiées. Le temps mis par la subimago pour se transformer en imago est dépendant de la température de l'air par une fonction logarithmique. L'influence d'autres paramètres, tels que humidité relative et lumière, sont discutés. La fécondité exprimée en nombre d'œufs contenus dans chaque femelle présente une grande variabilité. Le nombre d'œufs est linéairement corrélé avec le poids sec des femelles. Les facteurs pouvant influencer la fécondité sont également discutés.

BIBLIOGRAPHIE

- BENTON, M. J. 1989. Energy budgets and reproductive ecologies of mayflies occupying disparate thermal environments. *Can. J. Zool.* 67: 2782-2791.
- CIANCIARA, S. 1980. Food preference of *Cloeon dipterum* (L.) larvae and dependance on their development and growth on the type of food. *Pol. Arch. Hydr.* 27: 143-160.
- DEGRANGE, Ch. 1960. Recherches sur la reproduction des Ephéméroptères. *Trav. Lab. Hydrobiol. Pisc. Univ. Grenoble* 50/51: 7-193.
- EDMUNDS JR, G. F. & W. P. MCCAFFERTY. 1988. The mayfly subimago. *Ann. Rev. Ent.* 33: 509-529.
- ELLIOTT, J. M. & U. H. HUMPECH. 1980. Eggs of Ephemeroptera. *Rep. Freshw. Biol. Ass.* 48: 41-52.
- HARVEY, R. S., R. L. VANNOTE & B. W. SWEENEY. 1980. Life history, developmental processes and energetics of the burrowing mayfly *Dolania americana*. In: J. F. FLANNAGAN & K. E. MARSCHALL eds. *Advances in Ephemeroptera Biology*, Plenum Press, New York: 211-230.
- HUMPECH, U. 1971. Zur Faktorenanalyse des Schlüpfrrhythmus der Flugstadien von *Baetis alpinus* Pict. (Baetidae, Ephemeroptera). *Oecologia (Berl.)* 7: 328-341.
- HUMPECH, U. H. 1984. Egg development of non-diapausing exopterygote aquatic insects occurring in Europe. *Siber. Oesterr. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl., Abt. I* 193: 329-341.

- HUMPESCH, U. H. & J. M. ELLIOTT. 1984. Zur Oekologie adulter Ephemeropteren Oesterreichs. *Arch. Hydrobiol.* 101(1/2): 179-207.
- LYMAN, F. E. 1944. Effect of temperature on the emergence of mayfly imagoes from the subimago stage. *Entomol. News* 55 (5): 113-115.
- PETERS, J. G. & W. L. PETERS. 1986. Leg abscission and adult *Dolania* (Ephemeroptera: Behningiidae). *Flor. Ent.* 69 (1): 245-250.
- RUSSEV, B. K. 1987. Ecology, life history and distribution of *Palingenia longicauda* (Olivier) (Ephemeroptera). *Tijd. Ent.* 130: 109-127.
- SARTORI, M. 1987. Contribution à l'étude taxonomique et écofaunistique des Ephéméroptères de Suisse (Insecta; Ephemeroptera). *Thèse Univ. Lausanne*, 561 p.
- SOLDAN, T. 1979. The structure and development of the female internal reproductive system in six european species of Ephemeroptera. *Acta entomol. bohemoslov.* 76: 353-365.
- SWEENEY, B. W. 1978. Bioenergetic and developmental response of a mayfly to thermal variation. *Limnol. Oceanogr.* 23 (3): 461-477.
- SWEENEY, B. W. & R. L. VANNOTE. 1978. Variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: two thermal equilibrium hypotheses. *Science* 200: 444-446.
- THOMAS, E. 1969. Zur Tagesperiodik des Schlüpfens von Ephemeropteren und Plecopteren. *Oecologia (Berl.)* 3: 230-239.